S 79.0643
S937

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart 10. April 1970 Nr. 214

Insektenfossilien aus der unteren Kreide[1])

II. Empididae (Diptera, Brachycera)

Von Willi Hennig, Stuttgart

Mit 16 Abbildungen

A. Bemerkungen zum System der Empididae

Das phylogenetische System der Empididae ist noch ziemlich undurchsichtig, mindestens für den, der die Familie nicht sehr genau kennt. Meist werden 6 bis 7 Unterfamilien unterschieden, deren Beziehungen zueinander verschieden beurteilt werden. Ich halte es aber für wahrscheinlich, daß künftige Untersuchungen von einer Arbeitshypothese ausgehen können, die in der Familie Empididae 2 Schwestergruppen annimmt. Beide umfassen mehrere Unterfamilien. Ich werde die beiden hypothetischen Schwestergruppen im folgenden als Ocydromioinea und Empidoinea bezeichnen.

I. Unterfamiliengruppe Ocydromioinea

Hierher gehören mit Sicherheit die Unterfamilien Ocydromiinae, Hybotinae und Tachydromiinae, sowie meiner Ansicht nach auch die Microphorinae und Atelestinae (= Platycneminae).

Die nahe Verwandtschaft der 3 zuerst genannten Unterfamilien ist unbestreitbar und ziemlich allgemein anerkannt. Tuomikoski (1966) bezeichnet die von ihnen gebildete monophyletische Gruppe als „the Ocydromiinae group of subfamilies" und führt zur Begründung der Annahme, daß es sich tatsächlich um eine monophyletische Gruppe handelt, eine Reihe von abgeleiteten (apomorphen) Merkmalen an:

1. Im Flügel ist r_{4+5} nicht gegabelt (r_4 reduziert).
2. Im Flügel ist sc vor dem Erreichen des Flügelrandes verblaßt.
   Sie endet frei in der Flügelfläche oder verstreicht undeutlich neben dem Endabschnitt von r_1.
3. Im Flügel endet die Costa an der Mündung von m_1 (im Grundplan) oder r_5.
4. Praecoxalbrücke des Prothorax reduziert.
5. Laciniae der Maxillen fehlen (sie sind reduziert: Krystoph 1961).
6. Maxillarpalpen von den Stipites entfernt und durch einen speziellen Sklerit („Palpifer" nach Krystoph 1961) miteinander verbunden.

[1]) Der 1. Beitrag (Aleyrodina, von D. Schlee), der auch Entdeckungsgeschichte, Fundumstände und Alter des fossilen Harzes behandelt, in dem sich die in dieser Beitragsreihe beschriebenen Insekteneinschlüsse befinden, ist erschienen in Stuttgart. Beitr. Naturk. Nr. 213.

APR - 4 1973
LIBRARIES

7. Mundteile nach vorn beweglich (KRYSTOPH 1961).
   Das wird ermöglicht durch eine Verschiebung der Seitenteile des Clypeus (KRYSTOPH nennt sie mit PETERSON „Tormae"). Diese sind mit dem Cibarium nicht mehr vorn, am Labrofulcralgelenk, sondern in der Mitte seiner Dorsalränder verbunden. Außerdem sind sie vom Medianabschnitt des Clypeus durch eine Membran getrennt.
8. Vorderschienen mit einer Drüse.
   Sie mündet posteroventral im Basalabschnitt von t_1.
9. Abdominalstigmen mit röhrenförmigem Eingang, der keine Microtrichien besitzt.
10. Terminalia des Männchens nach rechts gedreht.
11. Weibchen ohne sklerotisierte Spermatheken.

Fast bei allen diesen Merkmalen ist evident oder leicht zu begründen, daß sie als „abgeleitet (apomorph)" gedeutet werden müssen. Nur die Deutung der Praecoxalbrücke (Merkmal 4) bedarf einer besonderen Erklärung. Ihr Fehlen oder Vorhandenstein spielt in der Systematik verschiedener Dipterenfamilien eine nicht unbedeutende Rolle. Die wichtige Frage, ob ihr Vorhandensein als ursprüngliches (plesiomorphes) oder abgeleitetes (apomorphes) Merkmal anzusehen ist, wird verschieden beantwortet. TUOMIKOSKI (1966) führt das Fehlen (bzw. die unvollständige Ausbildung) der Praecoxalbrücke unter den „plesiomorphic or doubtfully apomorphic features" der „Ocydromiinae group of subfamilies" an und berichtet, daß auch „COLLIN thinks that it is the plesiomorphic condition compared with the more fused prothoracic sternum of the other Empididae".

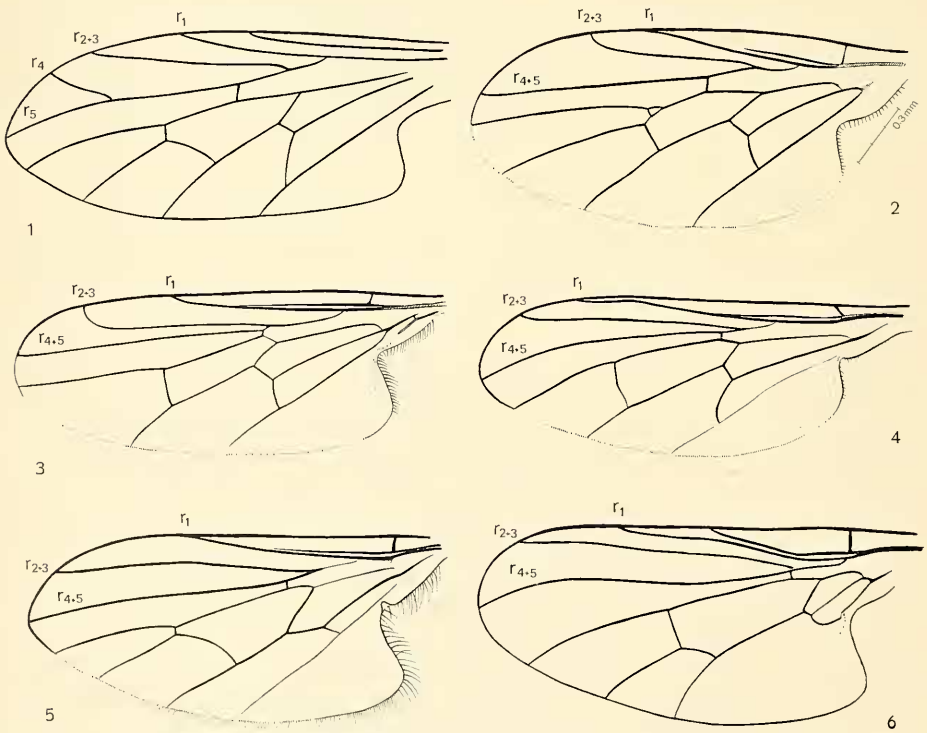

Abb. 1—6. Flügel von *Protempis antennata* Ussatchov (1; aus dem oberen Jura), *Trichinites cretaceus* n. sp. (2; aus der unteren Kreide), *Syneches muscarius* Fabricius (3), *Hybos culiciformis* Fabricius (4), *Trichinomyia flavipes* Meigen (5) und *Microphorus albopilosus* Becker (6). Abb. 1 nach USSATCHOV 1968.

Diese Deutung beruht aber auf der Voraussetzung, daß der bei den Dipteren allgemein als „Prosternum" bezeichnete Sklerit wirklich ein sternales Element ist. Dagegen hat FERRIS (1950) die sehr einleuchtende Auffassung vertreten, daß im Prothorax der Dipteren (und anderer Insektengruppen) ebenso wie im Meso- und Metathorax die Katepisterna bis auf die Ventralseite hinab reichen und von beiden Pleuren her in der ventralen Mittellinie zusammenstoßen. Das sogenannte Prosternum wäre demnach kein sternales Element, sondern der ventrale Teil der beiden prothorakalen Katepisterna, und die vor der Vorderhüfte liegende Praecoxalbrücke wäre keine sekundär entstandene Verbindung zwischen Prosternum und Propleura, sondern einfach der bei vielen Dipteren noch erhaltene Teil des Katepisternums, der dessen pleurale und ventrale Regionen miteinander verbindet. Das Fehlen der prothorakalen Praecoxal- (oder fälschlich so genannten Prosternal-) Brücke wäre ein bei vielen Dipterengruppen selbständig entstandener Reduktionszustand und folglich ein abgeleitetes Merkmal. Andererseits muß aber durchaus mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß eine chitinöse Verbindung zwischen dem sogenannten „Prosternum" und der „Propleura" auch gelegentlich sekundär wiederhergestellt worden ist. Insofern ist TUOMIKOSKI durchaus im Recht, wenn er die Deutung der prothorakalen Praecoxalbrücke als zweifelhaft bezeichnet.

HENDEL (1936—1937) gibt bei den Tachydromiinae (= Corynetinae) an: „Praesternalbrücke vorhanden". TUOMIKOSKI (1966) drückt sich vorsichtiger aus: „In several Tachydromiinae this original condition of Prothorax (das heißt bei ihm: das Fehlen der Praecoxalbrücke) appears to be less marked. Auf jeden Fall scheint die Frage, welche Ausprägungsform der Praecoxalbrücke (sei diese nun ein ursprüngliches oder ein abgeleitetes Merkmal) zum Grundplan der Tachydromiinae gehört, noch nicht geklärt.

Innerhalb der „Ocydromiinae group of subfamilies" können die Hybotinae und Tachydromiinae mit guten Gründen (siehe TUOMIKOSKI 1966) wiederum als engere monophyletische Gruppen angesehen werden. Allerdings gilt das nur, wenn man zu den Hybotinae mit TUOMIKOSKI ausschließlich die Gattungen *Syneches* s. lat., *Parahybos, Syndyas, Sabinios, Hybos, Cerathybos, Lactistomyia, Euhybos, Lamachella, Stenoproctus* und vielleicht *Acarterus* stellt. TUOMIKOSKI (1966) und KRYSTOPH (1961) führen auch gute Gründe für die Annahme an, daß die Hybotinae und Tachydromiinae (deren Umgrenzung nicht problematisch ist) zusammen eine monophyletische Gruppe bilden. Das für die Deutung von Fossilien wichtigste synapomorphe Merkmal der beiden Unterfamilien ist der Verlust von m_2.

Als Schwestergruppe der Tachydromiinae + Hybotinae sind wahrscheinlich die Ocydromiinae anzusehen. TUOMIKOSKI (1966, p. 285) äußert zwar die Vermutung, daß es sich um eine paraphyletische Gruppe handeln könnte. Aber dagegen spricht die verkleinerte Analzelle, die durchweg kürzer und schmäler ist als die sogenannte hintere Basalzelle (Abb. 5). Wir müssen zweifellos von der Annahme ausgehen, daß auch zum Grundplan der Empididae eine relativ große Analzelle gehört. Dafür spricht nicht nur das, was wir über die Entwicklung des Flügelgeäders bei den Dipteren wissen, sondern auch die Tatsache, daß bei den meisten Unterfamilien der Empididae Formen mit relativ großer Analzelle vorkommen (Abb. 14). Auch die beiden ältesten bekannten Vertreter der Familie (*Protempis antennata* aus dem oberen Jura, Abb. 1, und *Trichinites cretaceus* aus der unteren Kreide, Abb. 2) haben eine solche große Analzelle. Wir müssen eine solche auch für den Grundplan der

Hybotinae und folglich ebenso für den der ganzen Unterfamiliengruppe Ocydromiinae - Tachydromiinae - Hybotinae annehmen.

Zweifellos ist die Analzelle bei einigen Hybotinae sekundär vergrößert. Dafür spricht der stark konvexe Verlauf der Abschluß-„Querader" cu_{1b}. Aber das gilt nur für *Hybos* und einige verwandte Gattungen (Abb. 4). Im Vergleich zu *Syneches* (Abb. 3) ist der Flügel von *Hybos* deutlich gestreckt. Viele Elemente des Geäders sind nach der Flügelspitze hin verlagert. Das gilt für die Mündungen von r_1, r_2, für die hintere Querader (tp; infolge dieser Verlagerung erscheinen m_1 und m_4 verkürzt) und für die Mündungen von m_4 und cu_{1b} + 1 a. Der Verlauf der Endabschnitte von r_1 (der über eine gewisse Strecke direkt neben der Costa hinläuft) und r_{2+3} (der nicht, wie bei *Syneches* scharf nach der Costa umbiegt) zeigt die Richtung, in der sich der Flügel von *Hybos* entwickelt hat, besonders deutlich.

Sehr wahrscheinlich müssen wir also annehmen, daß der Flügel von *Syneches* (Abb. 3) den Grundplan des Flügels der Hybotinae (soweit die Größe der Analzelle in Betracht kommt) und der gesamten Unterfamiliengruppe Ocydromiinae - Tachydromiinae - Hybotinae relativ unverändert bewahrt hat.

Demgegenüber ist die kurze Analzelle aller Ocydromiinae relativ abgeleitet. Zwar kommt eine Verkürzung der Analzelle bei vielen Teilgruppen der Empididae vor, und sie ist hier zweifellos mehrmals unabhängig entstanden. Solange aber kein Grund für die Annahme vorliegt, daß einige Gattungen der Ocydromiinae mit den Tachydromiinae + Hybotinae näher verwandt sind als andere, dürfen wir annehmen, daß die verkürzte Analzelle ein abgeleitetes Grundplanmerkmal der Ocydromiinae ist und i n d i e s e r G r u p p e nicht mehrmals unabhängig entstanden ist.

Für die Monophylie der Ocydromiinae spricht auch die von Tuomikoski überzeugend nachgewiesene Tatsache, daß hier eine deutliche Tendenz zur Reduktion von m_1 besteht (m_2 bleibt erhalten), während bei allen Tachydromiinae + Hybotinae m_2 reduziert ist.

Bei der Suche nach der Schwestergruppe der Unterfamiliengruppe Ocydromiinae + Tachydromiinae + Hybotinae kommt es darauf an, weitere Gruppen zu finden, bei denen schon einige der für sie charakteristischen abgeleiteten Merkmale vorhanden sind. Als solche kommen die Microphorinae und Atelestinae in Frage.

Die M i c r o p h o r i n a e (*Microphorus*-Gruppe; mit den Gattungen *Microphorus, Microphorella, Schistostoma* und *Parathalassius*) wurden bisher meist zu den Empidinae gestellt, nachdem sie zeitweilig (Lundbeck 1910 und Collin 1926 nach den Angaben von Tuomikoski 1966) auch für Ocydromiinae gehalten worden waren. Tuomikoski meint dazu: „A plausible but not established hypothesis would be that the Ocydromiinae group has a common origin with the *Microphorus* group . . ." Das kann wohl nichts anderes heißen, als daß die Microphorinae vielleicht als Schwestergruppe des Unterfamilienkomplexes Ocydromiinae - Tachydromiinae - Hybotinae anzusehen sind. Dafür könnte sprechen, daß sie die oben unter 1., 4. und 7. genannten apomorphen Merkmale mit den genannten Unterfamilien teilen. Hinzugefügt werden könnte das Fehlen der „Gonopoden" (Bährmann 1960), während die „Parameren", die bei allen Empidoinea fehlen, bei *Microphorus* wie bei den Ocydromiinae - Tachydromiinae - Hybotinae vorhanden sind. Bei allen anderen Merkmalen, die in der Tabelle (S. 1—2) aufgeführt sind, sind die Microphorinae ursprünglicher als die 3 genannten Unterfamilien.

Die Monophylie der Gruppe wird unter anderem durch die verkürzte Analader

(cu_{1b} + 1 a), die stark verkleinerte Anal- und hintere Basalzelle, das verkürzte Abdomen und das eigenartige Hypopygium (siehe BÄHRMANN 1960) begründet.

Die Frage, ob die Microphorinae wirklich die Schwestergruppe der Ocydromiinae - Tachydromiinae - Hybotinae sind, wird dadurch kompliziert, daß die Stellung der Atelestinae bisher nicht geklärt ist. Zu ihnen gehören nach COLLIN die Gattungen *Atelestus* (*Platycnema*), *Meghyperus*, *Acarteroptera* und möglicherweise auch die rätselhafte Gattung *Anomalempis*. Genauere Untersuchungen liegen, bedingt durch die Seltenheit der betreffenden Formen, nur über *Atelestus* vor.

Ich stimme mit COLLIN vollständig darin überein, daß diese Gattung nicht zu den Platypezidae gehört, wie KESSEL (noch 1968) und KRYSTOPH (1961) annehmen, denn bei den Platypezidae besteht die Arista wie bei allen Cyclorrhapha (mit wenigen Ausnahmen, bei denen das Grundglied zweifellos reduziert ist) aus 3 (Abb. 7), bei den Atelestinae dagegen wie bei den Empididae und Dolichopodidae sowie allen mir bekannten heterodactylen orthorrhaphen Brachyceren (mit wenigen noch durchaus unsicheren Ausnahmen) dagegen nur aus 2 Gliedern (Abb. 8; zahlreiche weitere Abbildungen bei COLLIN 1961).

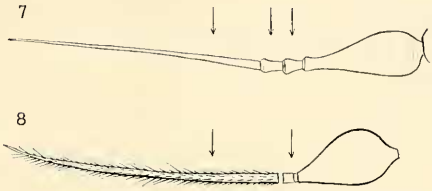

Abb. 7—8. Fühlergeißel („3. Fühlerglied" und „Fühlerborste") von *Agathomyia falléni* Zetterstedt (7; Platypezidae, Cyclorrhapha) und *Atelestus pulicarius* Fallén (8; Empididae).

TUOMIKOSKI meint aber, daß die Atelestinae aus der Familie Empididae ausgeschlossen werden sollten. „It is in this group rather than among typical Empididae that connection to the cyclorrhaphous flies are to be sought". Das halte ich nicht für wahrscheinlich. Man müßte dann annehmen, daß entweder die 3gliedrige Arista der Cyclorrhapha aus der 2-gliedrigen der Empidiformia hervorgegangen ist, oder daß die Reduktion der Arista auf 2 Glieder bei den Empidiformia und den übrigen Asilomorpha durch Konvergenz erfolgt ist. Für beide Annahmen fehlt meines Erachtens jede Grundlage.

Bis jetzt wird fast allgemein angenommen, daß die Empidiformia mit den Cyclorrhapha am nächsten verwandt sind, zwischen beiden also ein Schwestergruppenverhältnis besteht. Mir scheint heute die Frage berechtigt, ob nicht die Übereinstimmungen zwischen beiden Gruppen als Konvergenzen zu deuten sind, und ob wir nicht vielmehr ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Asilomorpha (einschließlich Empidiformia) und Cyclorrhapha annehmen müssen.

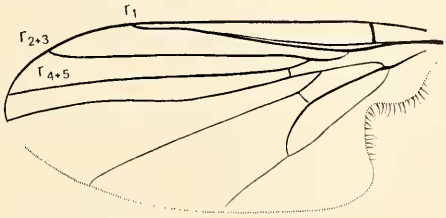

Abb. 9. Flügel von *Atelestus pulicarius* Fallén.

Vielleicht sind die Atelestinae mit dem Unterfamilienkomplex Ocydromiinae - Tachydromiinae - Hybotinae noch näher verwandt als die Microphorinae, denn sie stimmen mit diesen in denselben abgeleiteten Merkmalen überein wie die Microphorinae und darüber hinaus noch in der Verkürzung der Subcosta und in der Reduktion der Costa jenseits der Mündung von m_1. KRYSTOPH (1961) betont zwar ausdrücklich, daß die Mundteile von *Atelestus* (*Platycnema*) von denen aller anderen bisher untersuchten Empididae abweichen. Er hat aber vielleicht die Möglichkeit von Autapomorphien zu wenig in Betracht gezogen. Seine Abbildung vom Ansatz der Seitenteile des Clypeus („Tormae") am Cibarium scheint mir die Möglichkeit, daß synapomorphe Übereinstimmungen mit den Mundteilen der übrigen Ocydromioinea gefunden werden könnten, keineswegs auszuschließen. Nach COLLIN (1933) ist bei der chilenischen Gattung *Acarteroptera* der „Proboscis horizontal and projecting". Vielleicht würde eine Untersuchung dieser Gattung Aufschluß über die Stellung der Atelestinae bringen können. Zu den Hybotinae gehören die Atelestinae sicher nicht. Zwar hat bei den Gattungen *Atelestus* und *Meghyperus* cu_{1b} einen ähnlich konvexen Verlauf wie bei manchen Hybotinae (Abb. 9). Mir scheint aber, daß die Übereinstimmung bei beiden Gruppen auf verschiedene Weise zustande kommt: bei *Atelestus* und *Meghyperus* durch *Verkürzung* der hinteren Basalzelle, bei den Hybotinae in der oben beschriebenen Weise durch Verlagerung wichtiger Punkte des Flügelgeäders in Richtung nach der Flügelspitze.

II. Unterfamiliengruppe Empidoinea

Als Schwestergruppe der Ocydromioinea ist wahrscheinlich eine Gruppe von Unterfamilien anzusehen, die ich unter dem Namen Empidoinea zusammenfasse. Bei ihnen ist im Flügel r_4 erhalten (r_{4+5} also gegabelt). zwar geht r_4 auch in dieser Gruppe vielfach und offenbar bei mehreren abgeleiteten Teilgruppen unabhängig verloren. Im Grundplan der Gesamtgruppe und bei den jeweils ursprünglichsten Formen verschiedener Teilgruppen ist r_4 aber erhalten. Auch ungegliederte „Gonopoden" (Basistyli) sind nach BÄHRMANN (1960) nur bei den Empidinae und Hemerodromiinae, also Teilgruppen der Empidoidinea erhalten, aber im Gegensatz zum Grundplan der Ocydromioinea.

Andererseits fehlen im Gegensatz zu den Ocydromioinea bei den Empidoinea die „Parameren". Das kann vielleicht als abgeleitetes Grundplanmerkmal der Gruppe gelten. Leider ist dieses vielleicht wichtige Merkmal gerade bei einigen Gattungen noch nicht untersucht, deren systematische Stellung besonders umstritten ist, und dasselbe gilt für andere Merkmale, die sich ebenfalls zweifellos als wichtig erweisen werden. Immerhin darf man wohl von der Arbeitshypothese ausgehen, daß bei den Ocydromioinea und den Empidoinea eine Merkmalsverteilung zu beobachten ist, die dafür spricht, daß man sie als Schwestergruppen ansehen kann.

Da die Empidoinea für die Deutung der Fossilien keine besondere Bedeutung haben, kann ich im folgenden auf die Frage, welche monophyletischen Teilgruppen man bei ihnen vielleicht annehmen kann, nur ganz kurz eingehen.

Eine solche monophyletische Teilgruppe sind vielleicht die Empidinae, wenn man die *Microphorus*-Gruppe (Microphorinae; siehe oben) ausscheidet.

Monophyletisch sind wohl auch die Clinocerinae + Hemerodromiinae, die heute oft in einer Unterfamilie zusammengefaßt werden (COLLIN 1961, VAILLANT 1964).

Die Gattung *Brachystoma*, die manchmal (allein oder zusammen mit anderen, anscheinend nicht näher verwandten Gattungen) als Vertreter einer eigenen Unterfamilie, Brachystomatinae, angesehen wurde, gehört nach Collin (1961, p. 6) in die Verwandtschaft von *Trichopeza* und damit zu den Hemerodromiinae. Mit diesen scheinen auch die Ceratomerinae am nächsten verwandt zu sein, und vielleicht gilt dasselbe für die Homalocneminae.

Die *Oreogeton*-Gruppe (Gattungen *Hormopeza, Ragas, Iteaphila, Anthepiscopus, Gloma* und *Oreogeton*) wurde meist zu den Empidinae gestellt. Tuomikoski (1966, p. 293) schreibt dazu: „It is possible that the Empidinae s. str. have evolved from types similar to *Oreogeton*." Den meisten Arten dieser Gruppe fehlt die prothorakale Praecoxalbrücke. Solange man dies (wie Tuomikoski) als plesiomorphes Merkmal ansehen konnte, ergaben sich aus ihm keine Schwierigkeiten für die Zuordnung der *Oreogeton*-Gruppe zu den Empidinae. Wenn man aber das Fehlen der Praecoxalbrücke als abgeleitetes Merkmal deuten muß (siehe oben), dann könnte es sich wohl nur um Konvergenz zu den Ocydromioinea handeln. Dafür könnte sprechen, daß nach Collin (siehe Tuomikoski 1966) zu *Oreogeton* auch Arten gehören, bei denen eine Praecoxalbrücke vorhanden ist. Diese scheint demnach (als ursprüngliches Merkmal) noch zum Grundplan der *Oreogeton*-Gruppe wie zu dem der Empidoinea zu gehören. Tuomikoski schreibt: „Some of these species are slender insects with long and rather narrow wings and seem to annect the *Oreogeton* group with the Clinocerinae and Ceratomerinae through types like *Trichopeza longipennis* Mill. and *Dipsomyia*."

Diese Formulierung ist ein wenig undurchsichtig. Man könnte sie so verstehen, daß die *Oreogeton*-Gruppe als paraphyletisch anzusehen ist, oder daß zwischen ihr und den übrigen Empidoinea ein ähnliches Verhältnis besteht wie zwischen den Microphorinae und den übrigen Ocydromioinea.

B. Beschreibung von *Trichinites cretaceus* novum genus, nova spec.

(Abb. 2, 10—12)

Holotypus: 1 ♀ aus der unteren Kreide (Neokom) des Libanon (Fundort: Umgebung von Jezzine). Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart.

Die Art besitzt verglichen mit dem Grundplan der Empididae die folgenden abgeleiteten Merkmale (Abb. 2):

Die Subcosta ist verkürzt. Sie erreicht den Flügelrand nicht.

r_4 fehlt (r_{4+5} nicht gegabelt).

Die Costa ist hinter der Mündung von m_1 reduziert, der Hinterrand des Flügels daher membranös.

Trichinites cretaceus gehört demnach in die Unterfamiliengruppe Ocydromioinea.

Die rezenten Microphorinae sind wenigstens im Grundplan darin ursprünglicher als *Trichinites*, daß die Costa auch am Hinterrand des Flügels kräftig ausgebildet ist, und darin, daß die Subcosta bis zum Flügelrande voll entwickelt ist (Abb. 6). Sie können also von *Trichinites* nicht abgeleitet werden.

Dagegen wäre es möglich, die Unterfamilien Atelestinae, Ocydromiinae, Tachydromiinae und Hybotinae von *Trichites* abzuleiten, denn die Merkmale aller dieser Unterfamilien sind, soweit sie sich von denen der fossilen Gattung unterscheiden, zweifellos stärker abgeleitet als bei dieser.

Die auf die Unterfamiliengruppe Ocydromiinae - Tachydromiinae - Hybotinae beschränkten abgeleiteten Merkmale sind bei *Trichinites* nicht nachzuweisen. Das könnte zum Teil darauf zurückzuführen sein, daß es sich um Merkmale des Männchens (Merkmal 10 der Tabelle, S. 2) handelt; denn das einzige bekannte Exemplar von *Trichinites* ist ja ein Weibchen, vor allem aber auch darauf, daß die betreffenden Merkmale (Nr. 4—7, 9, 11 der Tabelle) bei Fossilien grundsätzlich nicht oder doch nur in besonderen Glücksfällen erkennbar sind.

Die Drüse an der Vordertibia (Merkmal 8) müßte bei *Trichinites* an sich nachweisbar sein, wenn sie vorhanden wäre; denn die Beine sind vorhanden und in allen Einzelheiten so klar erkennbar wie in einem mikroskopischen Präparat, das man von einer rezenten Art anfertigen könnte. Da von der Drüse aber bei *Trichinites* keine Spur zu erkennen ist, dürfte sie tatsächlich fehlen. Damit bleibt die Frage unentschieden, ob *Trichinites* in die Stammgruppe gehört, aus der nur die rezenten Unterfamilien Ocydromiinae - Tachydromiinae - Hybotinae hervorgegangen sind, oder in eine etwas ältere Stammgruppe, deren Nachkommen außer den genannten Unterfamilien auch die Atelestinae sind.

Für den formalen Merkmalsvergleich kommen (nach Ausschaltung der Microphorinae und Atelestinae, deren Merkmale bei *Trichinites* nicht vorhanden sind) nur die rezenten Gattungen *Trichinomyia, Trichina, Euthyneura, Anthalia, Allanthalia* und *Oedalea* in Frage, bei denen aus der geschlossenen Diskalzelle distal 3 Längsadern (m_1, m_2 und m_4) hervorgehen. Bei allen diesen Gattungen ist aber die Analzelle deutlich kürzer als bei *Trichinites*, und bei der *Euthyneura*-Gruppe ist außerdem die Arista stets kürzer als das 3. Fühlerglied, während sie bei *Trichinites* länger ist als dieses.

Beide Merkmale (Analzelle etwa ebenso groß wie die hintere Basalzelle, Arista länger als das 3. Fühlerglied) können daher formal als diagnostische Merkmale der Gattung *Trichinites* gelten.

Im übrigen sind am Holotypus (♀) von *Trichinites cretaceus* noch folgende Merkmale zu erkennen:

Die Augen sind auf der Stirn deutlich getrennt (Abb. 10). Die basalen Glieder der Fühler, Unterkopf und Rüssel sind beim Zurechtschleifen des Tieres für die Untersuchung infolge eines unglücklichen Zufalles leider verlorengegangen bzw. beschädigt worden. Der Rüssel war sehr kurz, eingezogen, mit kleinen, polsterförmigen Labellen, keinesfalls wie etwa bei den Hybotinae nach vorn gerichtet.

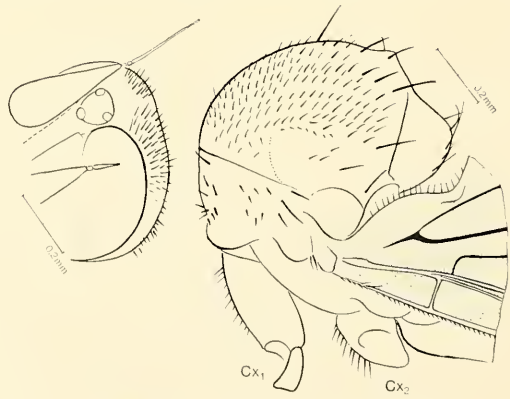

Abb. 10. Kopf und Thorax von *Trichinites cretaceus* n. sp. (Holotypus).

Drittes Fühlerglied und Arista wie in Abb. 12 dargestellt.

Linker Fühler (der rechte ist nicht ganz deutlich zu erkennen) mit scheinbar 3gliedriger Arista. Das eine (distale) der beiden kleinen Basalglieder ist aber höchstwahrscheinlich ein Artefakt, das durch einen Bruch an der Basis des Endgliedes entstanden ist. Ich übergehe diese Besonderheit nur deswegen nicht, weil jedes Anzeichen, das auf die Möglichkeit einer sekundären Dreigliedrigkeit der Arista bei einigen Empidiformia hindeuten könnte, unter Umständen als Hinweis auf die noch immer ungeklärten Verwandtschaftsbeziehungen der Cyclorrhapha bedeutungsvoll werden könnte.

Thorax (Abb. 10) und Abdomen sind von weißlichen Trübungen umgeben, so daß zum Beispiel eine Entscheidung über das Vorhandensein oder Fehlen der prothorakalen Praecoxalbrücke nicht möglich ist. Auf den Pleuren des Thorax sind keine Borsten zu erkennen. Deutlich sichtbar sind jedoch 3 verlängerte, übereinanderstehende Notopleuralborsten. Von einer verlängerten Humeralborste ist keine Spur zu erkennen. Thoraxrücken mit 1 sa, 1 pa und 1 dc, an die sich einige kurze Börstchen anschließen.Zwischen den dc etwa 4 unregelmäßige Reihen sehr gleichmäßig ausgebildeter acr, die sich durch nichts von anderen Börstchen des Thoraxrückens unterscheiden. Schildchen neben den beiden Apikalborsten mit links 2, rechts 1 Lateralborsten.

Flügel wie in Abb. 2 dargestellt. Die kleine Anomalie an der Wurzel von m_1 ist nur im linken Flügel vorhanden.

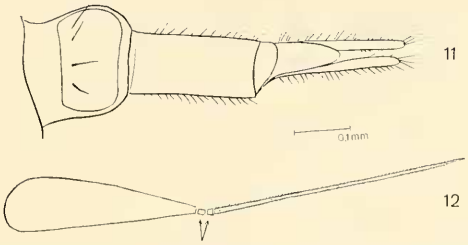

Abb. 11—12. Endsegmente des weiblichen Abdomens (11) und Fühlergeißel (12; „3. Fühlerglied" und „Fühlerborste") von *Trichinites cretaceus* n. sp. Holotypus). Zur Frage nach der Gliederzahl der „Fühlerborste" siehe den Text S. 9, oben.

Endsegmente des Abdomens und Cerci wie in Abb. 11 dargestellt.

Beine ohne alle Besonderheiten. Schenkel weder verdickt noch bedornt. Schienen und Tarsenglieder gleichmäßig dünn. Von einer Drüse ist an den Vorderschienen keine Spur zu erkennen.

Körperlänge etwa 3 mm (bis zum Ende der Cerci).

C. Andere fossile Empididae

Während bisher Beschreibungen von Fossilien aus der Gruppe Empidiformia (bzw. Empididea) nur aus dem Tertiär vorlagen, hat vor kurzem Ussatchov (1968) eine Art, *Protempis antennata*, aus dem oberen Jura von Karatau beschrieben. Ussatchov weist auf gewisse Übereinstimmungen zwischen diesem Fossil und den Hybotinae hin, stellt es aber doch in eine besondere Familie Protempididae.

Das Flügelgeäder von *Protempis antennata* (Abb. 1) ist so ursprünglich, daß von ihm formal das Geäder aller bisher bekannten Empididae, Dolichopodidae und

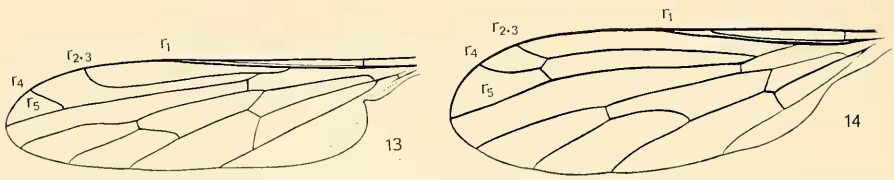

Abb. 13—14. Flügel von *Homalocnemis perspicuus* Hutton (13; Neuseeland) und *Dryodromia testacea* Rondani (14; rezente Art aus der Gruppe Empidoinea mit sehr ursprünglichem Flügelgeäder). Abb. 13 nach COLLIN 1928.

Cyclorrhapha abgeleitet werden könnte. Größe und Form der Analzelle, sowie der Verlauf von cu_{1b} erinnern an gewisse Hybotinae. Während aber hier (Abb. 4) und bei anderen, darin ähnlichen Empididae (z. B. *Homalocnemis*, Abb. 13) gute Gründe für die Annahme vorliegen, daß sekundäre Vergrößerung der Analzelle und Änderungen im Verlauf von cu_{1b} herbeigeführt haben, gibt es bei *Protempis* keinerlei Anzeichen, die eine solche Vermutung nahelegen könnten. Vielmehr dürfte dieses Fossil ein Flügelgeäder besitzen, das tatsächlich ursprünglicher ist als bei allen anderen bekannten Empididae. Insofern ist es durchaus berechtigt, *Protempis* nicht in diese Familie einzuschließen. Möglicherweise gehört das Fossil sogar in die Stammgruppe, aus der sowohl die Empididae wie auch die Dolichopodidae hervorgegangen sind. Wiederholt ist vermutet worden, daß zwischen diesen beiden „Familien" kein Schwestergruppenverhältnis besteht. TUOMIKOSKI (1966) z. B. schreibt: „*Microphorella* shows an interesting resemblance to the Dolichopodidae . . . and may well mark the place in the Empididae system from where the Dolichopodidae have descended (COLLESS 1964)". Wenn das zutrifft, dann wären die Empididae eine paraphyletische Gruppe und der Verdacht, daß *Protempis* nur in die Stammgruppe beider „Familien", nicht aber in die nur einer von beiden gehört, müßte sich verstärken. Leider sind aber die Verwandtschaftsbeziehungen der beiden Familien Empididae und Dolichopodidae bisher keineswegs geklärt.

Wie erwähnt, könnten rein formal von *Protempis* auch die Cyclorrhapha abgeleitet werden. Das gilt aber nur für das Flügelgeäder. Der Bau der Fühler schließt eine solche Möglichkeit wohl mit Sicherheit aus. USSATCHOV schreibt den Protempididae ein 3. Fühlerglied „mit subapikalem Griffel" zu. Seine Abbildung (Fig. 6, l. c., p. 624) zeigt aber, daß die Arista („der Griffel") am Ende des 3. Fühlergliedes steht und aus 2 Gliedern besteht. Bei einer Art aus der Stammgruppe der Cyclorrhapha (oder etwa der Empidiformia + Cyclorrhapha, wenn wir für beide eine gemeinsame Stammgruppe anzunehmen hätten) müßten wir dagegen eine 3gliedrige Arista annehmen.

Aus der oberen Kreide sind Empididae bisher nicht beschrieben worden. HURD, SMITH & USINGER (1958) erwähnen jedoch aus dem arktischen Bernstein von Nordamerika (Ober- oder Unterkreide?) eine fragliche kleine Empidide, und im Museum of Comparative Zoology in Cambridge (Mass.) habe ich mehrere bisher nicht bearbeitete Empididae aus dem Oberkreide-Bernstein vom Cedar Lake (Manitoba, Canada) gesehen. Nur eine kleine Art, über deren Familienzugehörigkeit ich mir nicht sofort klar werden konnte, habe ich etwas genauer untersucht. Sie scheint zu den Microphorinae zu gehören und besitzt ein ziemlich stark abgeleitetes Flügelgeäder (Abb. 16). Sehr charakteristisch sind die kleine hintere Basal- und die Analzelle, sowie die nur rudimentär vorhandene Analader. Alle 3 Merkmale weisen auf Micro-

phorinae hin, und auch andere Merkmale sprechen nicht gegen die Zugehörigkeit zu dieser Gruppe. Der Fühler ist dem mancher rezenten Microphorinae sehr ähnlich. In der allgemeinen Flügelform und im Verlauf mancher Queradern besteht eine erstaunliche Übereinstimmung mit der rezenten Gattung *Microphorella* (Abb. 15).

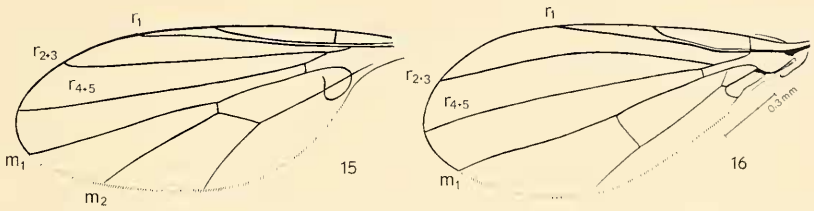

Abb. 15—16. Flügel von *Microphorella praecox* Loew (15; rezent) und Flügel einer unbekannten fossilen Art (Microphorinae ?) aus dem kanadischen Bernstein der Oberkreide (Museum of Comparative Zoology der Harvard University, Cambridge, Mass.; Nr. 7096, Cedar Lake, Man.). Abb. 15 nach COLLIN 1961.

Stärker abgeleitet als alle rezenten Microphorinae ist die Art aus der oberen Kreide z. B. im Fehlen von m_2. Das muß nicht gegen ihre Zugehörigkeit zu den Microphorinae sprechen. Auch bei den Atelestinae z. B. gibt es Arten, bei denen m_2 und tp vorhanden sind, und solche, bei denen beide Adern fehlen. Die rezenten Microphorinae erwecken den deutlichen Eindruck einer Reliktgruppe. Die Annahme, daß es in der oberen Kreide auch Microphorinae gegeben hat, die in einigen Merkmalen stärker abgeleitet sind als ihre rezenten Verwandten, hat deshalb nichts Ungewöhnliches. Wenn *Trichinites* im Stammbaum der Empididae wirklich die Stellung einnimmt, die ihr oben zugewiesen wurde, dann hätten wir die Existenz der Microphorinae ohnehin schon für die Untere Kreide anzunehmen.

Zusammenfassung

Die bisher beschriebenen Fossilien ergeben also folgendes Bild: Aus dem oberen Jura (Malm) von Karatau ist eine Art (*Protempis antennata* Ussatchov) bekannt, die wohl zweifellos zu den Empidiformia gehört, nach den erkennbaren Merkmalen aber in keine Teilgruppe gestellt werden kann. Selbst die Möglichkeit, daß sie in die Stammgruppe gehört, aus der sowohl die Empididae wie die Dolichopodidae hervorgegangen sind, kann nicht ausgeschlossen werden.

In der unteren Kreide des Libanon ist eine Art nachgewiesen (*Trichinites cretaceus*), die mit Sicherheit in eine Teilgruppe der Empididae gehört. Wenn man bei den Empididae wirklich 2 monophyletische Schwesterngruppen, Ocydromioinea und Empidoinea, unterscheiden kann, dann muß zweifellos die Existenz beider Gruppen bereits für die untere Kreide angenommen werden. Möglicherweise spricht *Trichinites* sogar für eine weitergehende Aufspaltung einer der beiden Gruppen (nämlich der Ocydromioinea) in der unteren Kreide.

Für die obere Kreide gilt das in verstärktem Maße, da aus dieser Zeit (Kanadischer Bernstein) eine, möglicherweise zu den Microphorinae gehörende, Art mit stark abgeleitetem Geäder (Abb. 16, unbenannte Art) nachgewiesen ist.

Die aus dem Baltischen Bernstein bekannten Einschlüsse gehören schon zu zahlreichen untergeordneten Teilgruppen (Gattungen des gegenwärtigen Systems) der Empididae. Genaueres darüber bleibt einer besonderen Arbeit vorbehalten.

Literaturverzeichnis:

BÄHRMANN, R. (1960): Vergleichend-morphologische Untersuchungen der männlichen Kopulationsorgane der Empididen. — Beitr. Ent. 10, p. 485—540.

COLLESS, D. H. (1964): An Australian species of *Microphorella*, with notes on the phylogenetic significance of the genus. — Proc. Linn. Soc. N. S. Wales 88, p. 320—323.

COLLIN, J. E. (1938): New Zealand Empididae. 110 pp., British Museum (Nat. Hist.), London.

— (1933): Diptera of Patagonia and South Chile IV. Empididae. 334 pp. London.

— (1961): British flies VI. Empididae. 782 pp., Cambridge.

FERRIS, G. F. (1950): External Morphology in M. DEMEREC, Biology of Drosophila, p. 368—419. New York & London.

HENDEL, Fr. (1936—37): Diptera = Fliegen in KÜKENTHAL-KRUMBACH, Handbuch der Zoologie 4, 2. Hälfte, 2. Teil, Insecta 3, p. 1729—1998.

HURD, P. D., SMITH jr., R. F. & USINGER, R. L. (1958): Cretaceous and Tertiary insects in Arctic and Mexican Amber. — Proc. 10th intern. Congr. Ent. Montreal (1956) 1, p. 851.

KESSEL, E. L. & MAGGIONCALDA, E. A. (1968): A Revision of the Genera of Platypezidae, with the the Descriptions of Five New Genera, and Considerations of Phylogeny, Circumversion, and Hypopygia. — Wasmann Journ. Biol. 26, p. 35—106.

KRYSTOPH, H. (1961): Vergleichend-morphologische Untersuchungen an den Mundteilen bei Empididen. — Beitr. Ent. 11, p. 824—872.

TUOMIKOSKI, R. (1966): The Ocydromiinae group of subfamilies (Diptera, Empididae). — Ann. Ent. Fenn. 32, p. 282—294.

USSATCHOV, D. A. (1968): New jurassic Asilomorpha (Diptera) in Karatau. — Rev. Ent. URSS 47, p. 617—628.

VAILLANT, Fr. (1964): Revision des Empididae Hemerodromiinae de Françe, d'Espagne et d'Afrique du Nord. — Ann. Soc. Ent. France 133, p. 143—171.

Anschrift des Verfassers:
Professor Dr. Dr. h. c. Willi Hennig, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3.